BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

136

N° 206 JANVIER - FÉVRIER 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 206, janvier-février 1974, Zoologie 136

Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942.
Historique, systématique, phylogenèse

par Louis EUZET et Claude MAILLARD *

Résumé. — Historique détaillé de la famille des Hexabothriidae entre 1829 et 1971. Création de deux nouveaux genres et révision des genres existants.

Proposition d'une phylogenèse hypothétique de ces Monogènes que l'on superpose à celle des Sélaciens, leurs hôtes.

Abstract. — The Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea) : History, study of their phylogeny and their systematics.

A detailed history of the family Hexabothriidae between 1829 and 1971. Creation of two new genera and review of already existing ones.

A proposal for a hypothetic phylogeny of these Monogenea, compared to the phylogeny of their hosts, the Elasmobranchs.

HISTORIQUE

La famille des Hexabothriidae Price, 1942, compte actuellement 53 espèces réparties en huit genres.

Ces Monogènes hématophages sont des parasites branchiaux des Sélaciens. Une espèce seulement a été récoltée sur les branchies d'un Holocéphale par MANTER en 1955.

Depuis la découverte de son premier membre, par KUHN en 1829, cette famille a fait l'objet d'un nombre important de publications. Ces travaux n'ont évidemment pas tous la même importance ; certains ne font que signaler les espèces déjà vues, d'autres ne comprennent que la description d'une espèce nouvelle sans aucun souci de classification, d'autres enfin voient l'auteur reprendre la description des espèces connues et, en y ajoutant de nouvelles, s'efforcer de clarifier la systématique de la famille. Seuls ces derniers travaux sont importants pour un historique, les autres, à intérêt plus limité, seront simplement cités.

L'histoire de la famille des Hexabothriidae peut être divisée en trois grandes périodes

1re période : de KUHN (1829) à CERFONTAINE (1899) ;

2e période : de CERFONTAINE (1899) à PRICE (1942) ;

3e période : de PRICE (1942) à nos jours.

* L. EUZET et C. MAILLARD, *Laboratoire de Parasitologie comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier-Cédex.*

Première période
De Kuhn (1829) à Cerfontaine (1899)

En 1829, Kuhn découvre sur les branchies de *Squalus catulus* = *Scyliorhinus stellaris* L., 1758, un parasite qu'il décrit et nomme *Polystoma appendiculata*, car il le considère comme un Polystome porteur d'un appendice caudal.

En 1832, puis en 1840, von Nordmann étudiant le parasite trouvé par Kuhn, estime qu'il ne peut s'agir d'un vrai polystome et crée pour lui le genre *Hexabothrium*. L'espèce se nomme alors *Hexabothrium appendiculatum* (Kuhn, 1829) chez *Squalus catulus*.

En 1850, Diesing, dans le « Systema Helminthum », sans tenir compte du travail de von Nordmann, crée le genre *Onchocotyle* pour l'espèce nouvelle découverte par Kuhn, avec pour synonyme *Polystoma* dans le sens de Kuhn, 1829, et *Hexabothrium* von Nordmann, 1840. Nous avons alors *Onchocotyle appendiculata* (Kuhn, 1829).
Dans cet ouvrage, la classification n'a qu'un intérêt historique car seul le genre *Polystoma* est placé parmi les Trematoda, les autres Monogènes connus, en particulier *Onchocotyle*, sont inclus dans les Bdellidea à côté d'Hirudinés vrais.

En 1850 et 1851, Thaer donne des précisions sur l'anatomie de ce qu'il nomme encore *Polystomum appendiculatum* Kuhn, 1829, d'après des individus trouvés sur les branchies de *Scyllium catulus* Cuvier, mais aussi sur *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1821, et *Mustelus laevis* Risso, 1826 = *Mustelus mustelus* L., 1758.

En 1853, P. J. Van Beneden décrit une nouvelle espèce de Monogène *Onchocotyle borealis* parasite de *Scymnus glacialis* Faber, 1829 = *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider, 1801). D'après cet auteur, c'est l'espèce que Krøyer a observée le premier chez ce Poisson en la confondant avec *Onchocotyle appendiculata*.

En 1858, Van Beneden donne les caractères qui permettent de distinguer *O. appendiculata* (Kuhn, 1829) et *O. borealis* Van Beneden, 1853.

En 1858, Diesing dans la « Revision der Myzhelminthen » subdivise les Trématodes en Acotylea, Cotylophora et Plectanophora.
Le genre *Onchocotyle* est alors inclus à côté de *Polystomum* dans les Polycotylea, une des familles des Cotylophora.

En 1863, Van Beneden et Hesse, créent le nouveau genre *Erpocotyle* avec pour type l'espèce *Erpocotyle laevis*, parasite des branchies de l'Emissole lisse, *Mustelus laevis* Risso, 1826 = *Mustelus mustelus* L., 1758.
Dans cet ouvrage, Van Beneden et Hesse répartissent les espèces alors connues de Monogènes en cinq familles qu'ils nomment Tristomidés, Polystomidés, Octocotylidés, Udonellidés et Gyrodactylidés.
Erpocotyle laevis, rapproché d'*Onchocotyle appendiculata*, est placé parmi les Polystomidés. Ceux-ci, caractérisés par une ventouse antérieure et trois paires de ventouses postérieures, se différencient des Octocotylidés qui ont deux ventouses buccales antérieures et un nombre de ventouses postérieures supérieur à trois paires.

En 1867, OLSSON découvre pour la première fois un *Onchocotyle* sur les branchies d'une Raie, *Raja batis* L., 1758.

En 1870, VAN BENEDEN signale *O. appendiculata* (Kuhn, 1829) chez *Galeus canis* Rondelet, 1554 = *Eugaleus galeus* L., 1758, et *Mustelus vulgaris* = *Mustelus mustelus* (L., 1758), et *O. borealis* (Van Beneden, 1853) chez *Scymnus glacialis* = *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider, 1801).

En 1876, OLSSON décrit deux Monogènes qu'il nomme respectivement, *Onchocotyle emarginata* pour un parasite de *Raja clavata* L., 1758, et *Onchocotyle abbreviata* pour un parasite d'*Acanthias vulgaris* Risso = *Squalus acanthias* L., 1758. Il signale aussi à cette date sous le nom d'*Onchocotyle appendiculata* le parasite de *Raja batis* L., 1758, qu'il avait déjà vu en 1867.

En 1879, TASCHENBERG décrit en détail un parasite d'*Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) qu'il considère comme un *Onchocotyle appendiculata*. Dans ce travail il donne une classification où il divise les Monogènes en deux familles :

Tristomeae avec trois sous-familles (*sic*) :
- Tristomidae Van Beneden.
- Monocotylidae n. fam.
- Udonellidae Van Beneden.

Polystomeae avec quatre sous-familles (*sic*) :
- Octobothriidae n. fam. = Octocotylidae Van Beneden.
- Polystomidae Van Beneden et Hesse.
- Microcotylidae n. fam.
- Gyrodactylidae Van Beneden et Hesse.

Comme chez VAN BENEDEN et HESSE les genres *Onchocotyle* et *Erpocotyle* sont placés parmi les Polystomidae.

En 1885, STOSSICH récolte sur les branchies de *Leviraja oxyrhynchus* = *Raja oxyrhynchus* L., 1758, un Monogène qu'il signale sous le nom de *Onchocotyle borealis* Van Beneden, 1853.

En 1890, PARONA et PERUGIA placent le genre *Onchocotyle*, avec deux espèces *O. appendiculata* et *O. borealis*, dans la famille des Polystomidae Van Beneden et Hesse. Ils signalent à Gênes un *Onchocotyle* qu'ils nomment *O. appendiculata* sur les branchies de *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Dans un travail de la même année, ils reprennent la systématique des Monogènes et, en particulier, ne retiennent dans les Polystomeae Taschenberg, 1879, que trois familles :

Oligocotylidae Parona et Perugia, qui possèdent moins de huit ventouses postérieures. Cette famille correspond aux Polystomidae de VAN BENEDEN et HESSE.

Octocotylidae Van Beneden et Hesse, 1863, qui possèdent huit ventouses postérieures. Cette famille, qui correspond aux Octobothriidae de TASCHENBERG, n'a pas le sens exact que lui avaient attribué VAN BENEDEN et HESSE puisque ces auteurs y incluaient les genres *Microcotyle*, *Axine* et *Gastrocotyle*.

Ceux-ci, déjà séparés par TASCHENBERG en 1879, constituent en effet la troisième famille, celle des Microcotylidae Taschenberg, 1879, qui possède de nombreuses ventouses postérieures.

Cette classification ne diffère pas sensiblement de celle de Taschenberg mis à part la disparition des Gyrodactylidae au sein des Polystomeae. Le genre *Onchocotyle* avec six ventouses postérieures est bien entendu placé parmi les Oligocotylidae.

En 1890, Braun dans le « Bronn's Klassen und Ordnungen » place les genres *Onchocotyle* et *Erpocotyle* dans les Polystomidae Van Beneden et Hesse, rangés parmi les Polystomae Taschenberg, 1879.

En 1890, Saint-Rémy décrit l'espèce *Onchocotyle prenanti*, d'après le matériel recueilli chez *Raja oxyrhynchus* L., 1758, et, en 1891, donne une clé de détermination des cinq espèces d'*Onchocotyle* alors connues.

En 1890, encore, Sonsino signale *Onchocotyle appendiculata* chez *Galeus canis* = *Eugaleus galeus* L., 1758, et *Heptanchus cinereus* Gmelin, 1789 = *Heptranchias perlo* Bonnaterre, 1788, et *Onchocotyle emarginata* chez *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1821 = *Mustelus mustelus* L., 1758, *Mustelus equestris* = *Mustelus mustelus* L., 1758, et *Myliobatis noctula.*

Toujours en 1890, Stossich signale chez cette raie, *Myliobatis noctula*, un *Onchocotyle* mais le nomme *Onchocotyle borealis.*

En 1894, Goto, dans son importante contribution à l'étude des Monogènes, donne une description précise et détaillée de *Onchocotyle spinacis*, espèce nouvelle trouvée au Japon sur les branchies de *Spinax* sp.

En 1896, Gamble crée la famille des Polystomatidae pour les Monogènes ayant un hapteur à ventouses et crochets.

En 1899, Cerfontaine publie son remarquable travail sur les Octocotylidés. Il reprend les cinq espèces alors connues dans le genre *Onchocotyle* et en décrit six nouvelles. En se basant sur de nombreuses observations, il propose de faire éclater le genre *Onchocotyle* en trois genres nouveaux qui se distinguent par le cirre, le vagin et les œufs. Nous avons ainsi :

Acanthonchocotyle, parasite de Scyllidae, caractérisé par un cirre épineux et des œufs à un seul filament.

A. appendiculata (Kuhn, 1829). Hôte : *Scyllium catulus* = *Scyliorhinus stellaris* L., 1758.
A. canicula n. sp. Hôte : *Scyllium canicula* = *Scyliorhinus canicula* L., 1758.

Squalonchocotyle, parasite de « Squalides » avec un cirre inerme, des œufs à deux filaments, des vagins à trajet parallèle.

S. borealis (Van Beneden, 1853). Hôte : *Scymnus borealis* = *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider, 1801).
S. abbreviata (Olsson, 1876). Hôte : *Acanthias vulgaris* Risso = *Squalus acanthias* L., 1758.
S. spinacis (Goto, 1894). Hôte : *Spinax* sp.
S. vulgaris n. sp. Hôte : *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1821 = *Mustelus mustelus*, L., 1758.
S. canis n. sp. Hôte : *Galeus canis* Rondelet, 1554 = *Eugaleus galeus* (L., 1758).
S. grisea n. sp. Hôte : *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788).

Rajonchocotyle parasite de Rajides avec un cirre inerme, des œufs sans filament, des vagins réunis en Y.

R. prenanti (Saint-Rémy, 1890). Hôte : *Raja oxyrhynchus* L., 1758.
R. alba n. sp. Hôte : *Raja alba* Lacépède, 1803.
R. batis n. sp. Hôte : *Raja batis* L., 1758.

Dans ce système, le genre *Onchocotyle* Diesing, 1850, disparaît complètement.

Cerfontaine, à la suite de Diesing, considère le genre *Hexabothrium* von Nordmann, comme synonyme d'*Onchocotyle*. En outre, il ne tient pas compte du mémoire de Van Beneden et Hesse de 1863 et omet dans sa révision le genre *Erpocotyle*, créé par les auteurs pour *Erpocotyle laevis* parasite de *Mustelus laevis* Risso, 1826 = *Mustelus mustelus* (L., 1758).

Cerfontaine groupe les trois genres proposés dans une sous-famille nouvelle, les Onchocotylinae, qu'il classe parmi les Octocotylidae Van Beneden et Hesse, 1863. Pour lui, en effet, ces parasites possèdent huit ventouses postérieures (la 4e paire étant représentée par les ventouses inermes de l'appendice). Avant lui, tous les auteurs pensaient qu'il n'y avait chez ces parasites que six ventouses comme chez *Polystoma*.

Deuxième période
De Cerfontaine (1899) à Price (1942)

Pendant cette deuxième période, la plus grande confusion règne dans la systématique de ces Monogènes. Certains auteurs suivent la classification de Cerfontaine, d'autres ne l'acceptent qu'en partie, d'autres enfin la rejettent complètement.

En 1903, Monticelli dans sa classification des Heterocotylea Braun, 1893, accepte les genres de Cerfontaine, *Rajonchocotyle* et *Squalonchocotyle* mais il met en synonymie *Acanthonchocotyle* et *Onchocotyle* Diesing, 1850. Il place, comme Cerfontaine, les Onchocotylinae dans la famille des Octocotylidae Van Beneden et Hesse, 1863.

En 1908, Stiles et Hassal élèvent la sous-famille au rang de famille : Onchocotylidae.

En 1918, Ward et Wipple placent la sous-famille des Onchocotylinae dans la famille des Polystomidae Van Beneden et Hesse, 1863. Ils la retirent ainsi des Octocotylidae Van Beneden et Hesse, 1863, où l'avait placée Cerfontaine. Ils s'appuient sur le fait que les Octocotylidae Van Beneden et Hesse, 1863, ne comprennent que des parasites avec deux ventouses buccales antérieures, alors que les Onchocotylinae n'en présentent qu'une seule. Cette proposition n'est pas satisfaisante car, à notre avis, les ventouses buccales ont une valeur systématique moins importante que le nombre et la morphologie des ventouses du hapteur.

Cette disposition anatomique, qui entraîne un rapprochement des Onchocotylidae et des Polystomidae, aura une grande influence sur la systématique de ces familles.

En 1925, Poche place les genres *Rajonchocotyle*, *Onchocotyle* et *Squalonchocotyle* dans la famille des Polystomatidae Gamble, 1896,

En 1926, Causey, décrivant un nouveau parasite, *Onchocotyle somniosi*, sur les branchies de *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider, 1801), le place dans la famille des Polystomidae.

En 1927, Miller réeolte sur *Squalus sucklii* = *Squalus acanthias* L., 1758, de la côte Paeifique des USA une nouvelle espèee qu'il nomme *Onchocotyle striata.*

En 1928, Hughes découvre sur les côtes d'Australie, done dans l'hémisphère Sud, un Monogène parasite de *Mustelus antarcticus* Günther, qu'il appelle *Squalonchocotyle antarctica.*

En 1928 encore, Fuhrmann dans le « Kukenthal's Handbueh der Zoologie » reprend le genre *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863, qu'il ajoute aux genres de Cerfontaine. Il plaee le genre *Diclybothrium* Leuekart, 1835, avee l'espèce *D. armatum* parasite d'*Acipenser* sp. parmi les Onehoeotylidae.

En 1931, MacCallum lors de la eréation de quatre espèees nouvelles suit la elassifieation de Cerfontaine. On a ainsi :

Acanthonchocotyle musteli des branchies de *Mustelus canis* Mitchill, 1815.
Squalonchocotyle acanthi et *Squalonchocotyle squali* des branehies de *Squalus acanthias* L., 1758.
Squalonchocotyle sphyrnae chez *Sphyrna zygaena* (L., 1758).

En outre, il déerit *S. vulgaris* Cerfontaine, 1859, d'après des individus trouvés ehez *Carcharhinus milberti* (Müller et Henle, 1841) et *S. canis* Cerfontaine, 1899, parasite branehial de *Carcharhinus limbatus* (Müller et Henle, 1841).

En 1933, Sprehn, dans la faune de la mer du Nord et de la Baltique, eite huit espèees qu'il plaee dans les genres admis par Fuhrmann ; en partieulier il reprend *Erpocotyle* pour *Erpocotyle laevis* Van Beneden et Hesse, 1863.

Toujours en 1933, Guberlet étudie les Onehoeotylinae parasites des Sélaeiens de la région de Naples. Il redéerit *Onchocotyle canicula* (Cerfontaine, 1899) d'après des individus réeoltés sur *Scyllium canis* = *Scyliorhinus canicula* L., 1758, et *Squalonchocotyle vulgaris* Cerfontaine, 1899, parasite branehial de *Mustelus laevis* = *Mustelus mustelus* L., 1758. Il déeouvre, assoeié à ee deuxième parasite, un autre Monogène qu'il nomme *Squalonchocotyle catenulata* n. sp. Il plaee ees espèees dans la sous-famille des Onehoeotylinae parmi les Polystomatidae Gamble, 1896.

En 1934, Brooks, eomme Guberlet, aeeepte la classifieation de Poche lorsqu'il déerit un genre et quatre espèees nouvelles. Ce sont :

Heteronchocotyle hypoprioni n. g. n. sp., parasite branchial de *Hypoprion brevirostris* = *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868). Ce genre est earactérisé par des œufs à deux filaments, des vagins parallèles entre eux, un eirre inerme, et un hapteur profondément déformé.
Squalonchocotyle ginglymostomae n. sp., parasite de *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788).
Squalonchocotyle microstoma, parasite de *Sphyrna zygaena* (L., 1758).
Squalonchocotyle tiburonis, parasite de *Sphyrna tiburo* (L., 1758).

En 1937, Guberlet déeouvre *Rajonchocotyle ovata* sur les branehies de *Raja binoculata* Girard, 1854.

En 1937 également, R. Ph. Dollfus étudie quatre Monogènes qu'il s'abstient de nommer en les désignant seulement eomme des formes de *Squalonchocotyle abbreviata* (Olsson, 1876).

Forme A : chez *Galeorhinus mustelus* = *Mustelus mustelus* L. 1758.
Forme B : chez *Eugalus canis* = *Eugaleus galeus* L., 1758.
Forme C : chez *Torpedo marmorata* Risso, 1810.
Forme D : chez *Echinorhinus brucus* Bonnaterre, 1788.

En 1938, YAMAGUTI découvre, au Japon, *Rajonchocotyle kenojei* sur les branchies de *Raja kenojei.*

En 1940, LINTON décrit une nouvelle espèce, *Onchocotyle mavori,* dont l'hôte est malheureusement inconnu.

En 1942, PRICE publie la 5e partie de sa révision des Trématodes Monogènes d'Amérique du Nord où il étudie les Hexabothriidae. C'est en effet ainsi qu'il nomme les Onchocotylidae Stiles et Hassal, 1908, car le genre type, *Onchocotyle* Diesing, 1850, est antidaté par *Hexabothrium* Nordmann, 1840.

Cette famille qui correspond aux Onchocotylinae de CERFONTAINE est subdivisée par PRICE en trois sous-familles : Hexabothriinae n. subfam., Rajonchocotylinae n. subfam., et Diclybothriinae Price, 1936.

Les Hexabothriinae comprennent quatre genres :

Hexabothrium Nordmann, 1840, avec *H. appendiculatum* (Kuhn, 1829), *H. canicula* (Cerfontaine, 1899) et *H. musteli* (MacCallum, 1931).

Heteronchocotyle Brooks, 1934, avec l'espèce *H. hypoprioni.*

Erpocotyle Van Beneden et Hesse, 1863, avec *Erpocotyle laevis* comme espèce type. PRICE souligne ainsi l'antériorité d'*Erpocotyle* sur *Squalonchocotyle* Cerfontaine, 1899, qu'il considère comme synonyme. Il place ici :

E. abbreviata (Olsson, 1876).
E. antarctica (Hughes, 1926).
E. borealis (Van Beneden, 1853).
E. canis (Cerfontaine, 1899).
E. dollfusi n. sp. pour *S. abbreviata* forma D Dollfus, 1937, parasite d'*Echinorhinus brucus* (Bonnaterre, 1788).
E. eugalei n. sp. pour *S. abbreviata* forma B Dollfus, 1937, parasite de *Mustelus asterias* Cloquet, 1821.
E. galeorhini n. sp. pour *S. abbreviata* forma A Dollfus, 1937, parasite de *Galeorhinus mustelus* = *Mustelus mustelus,* L., 1758.
E. macrochystera n. sp. pour *S. vulgaris* MacCallum, 1931, chez *Carcharhinus milberti* (Müller et Henle, 1841).
E. somniosi (Causey, 1926).
E. spinacis (Goto, 1894).
E. striata (Miller, 1927).
E. torpedinis n. sp. pour *Squalonchocotyle abbreviata* forma C Dollfus, 1937, parasite de*Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Neoerpocotyle n. g. qui se distingue de *Erpocotyle* par les glandes vitellogènes pénétrant dans l'appendice haptorial. Ce genre comprend sept espèces :

N. catenulata (Guberlet, 1933).
N. grisea (Cerfontaine, 1899).
N. ginglymostomae (Brooks, 1934).
N. maccalluni n. sp. pour *S. canis* Mac Callum, 1931, parasite de *Carcharias limbatus* Müller et Henle, 1841.

N. mavori (Linton, 1940).
N. microstoma (Brooks, 1934).
N. tiburonis (Brooks, 1934).

Les Rajonchocotylinae comprennent deux genres :
Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899 :

R. alba Cerfontaine, 1899.
R. batis Cerfontaine, 1899.
R. laevis n. sp., parasite de *Raja laevis* Mitchill, 1815.
R. ovata Guberlet, 1937.
R. prenanti (St-Remy, 1890) Cerfontaine, 1899.
R. wehri n. sp., parasite de *Raja stellulata* Jordan et Gilbert, 1880.

Rajonchocotyloides n. g. qui se distingue du genre *Rajonchocotyle* par les glandes vitellogènes qui pénètrent dans l'appendice haptorial. Ce nouveau genre ne contient qu'une seule espèce :

R. emarginata (Olsson, 1876).

La sous-famille des Diclybothriinae ne contient que le seul genre *Diclybothrium* Leuckart, 1836, parasite des *Acipenser*.

Troisième période
De Price (1942) à nos jours

A partir du travail de Price, les opinions sont à nouveau partagées.

Certains auteurs suivent la nomenclature proposée par Price. Ainsi, en 1944, Cordero décrit *Neoerpocotyle tudes*, parasite branchial de *Cestracion tudes* = *Sphyrna tudes* Valenciennes, 1822, pêché sur la côte de l'Uruguay.

D'autres auteurs suivent la classification de Sproston qui, en 1946, dans le « Synopsis of Monogenetic Trematodes », présente une systématique qui diffère sensiblement de celle de Price.

Cet auteur accepte la famille des Hexabothriidae avec *Hexabothrium* comme type, mais n'y comprend que deux sous-familles : les Diclybothriinae et les Hexabothriinae, en incluant les Rajonchocotylinae dans cette dernière. Elle n'admet pas la validité des genres *Neoerpocotyle* et *Rajonchocotyloides*, créés par Price, car le caractère différentiel (présence de glandes vitellogènes dans l'appendice) varie, d'après elle, avec l'âge et la maturité sexuelle du parasite.

Pour Sproston, la description de *Erpocotyle laevis* donnée par Van Beneden et Hesse est nettement insuffisante et elle ne peut souscrire à l'emploi, pour cause d'antériorité, du genre *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863, à la place de *Squalonchocotyle* Cerfontaine, 1899. Elle considère de ce fait *Erpocotyle laevis* comme *nomen nudum* et place ainsi toutes les espèces connues dans quatre genres :

Hexabothrium von Nordmann, 1840.
Squalonchocotyle Cerfontaine, 1899 (synonyme : *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863, et *Neoerpocotyle* Price, 1942).
Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899 (synonyme : *Rajonchocotyloides* Price, 1942).
Heteronchocotyle Brooks, 1934.

Outre les espèces signalées par Price, elle décrit une nouvelle espèce, *Rajonchocotyle blandae*, parasite de *Raja brachyura* Laffont, 1873, dans la Manche.

Elle inclut dans sa liste trois Monogènes étudiés par Bracey dans une thèse non publiée, et dont deux avaient été signalés en 1941 par Rees et Llewellyn.

Squalonchocotyle licha, parasite de *Scymnorhinus licha* = *Dalatias lichas* Bonnaterre, 1788.
Rajonchocotyle clavata, parasite de *Raja clavata* L., 1758, dont elle donne une courte description.
Rajonchocotyle miraletus, parasite de *Raja naevus* Müller et Henle, 1841.

En 1949, Palombi, étudiant les Trématodes Monogènes d'Italie, utilise, comme Price, *Erpocotyle*, et comme Sproston rejette *Neoerpocotyle* et *Rajonchocotyloides*.

Cependant, il conserve le nom d'Onchocotylidae pour la famille (sans expliquer son opinion).

Dans ce travail, il considère qu'*Erpocotyle laevis* est une bonne espèce ; par contre, il met en synonymie *Erpocotyle abbreviata* (Olsson, 1876) avec *Squalonchocotyle catenulata* Guberlet, 1933. Cette opinion, n'est, semble-t-il, que le reflet d'une erreur initiale de détermination de Parona.

En 1950, Bonham étudie certains Trématodes monogénétiques, parasites de Poissons du Puget-Sound (côte Pacifique des USA). Il adopte toutes les idées de Sproston et met en synonymie *Onchocotyle striata* Miller, 1927, parasite de *Squalus sucklii* = *Squalus acanthias* L., 1758, avec *Squalonchocotyle abbreviata* (Olsson, 1876), parasite du même hôte. Il place *Rajonchocotyle ovata* Guberlet, 1937, parasite de *Raja binoculata* Girard, 1854, et *Rajonchocotyle wehri* Price, 1942, parasite de *Raja stellulata* Jordan et Gilbert, 1880, en synonymie avec *Rajonchocotyle batis* Cerfontaine, 1899, parasite de *Raja batis* L., 1758.

En 1952, Brinkmann adopte lui aussi la classification de Sproston. Il retrouve sur les côtes de Norvège et redécrit :

Squalonchocotyle spinacis (Goto, 1894) chez *Etmopterus spinax* (L., 1758).
Squalonchocotyle borealis (Van Beneden, 1853) sur *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider, 1801).
Rajonchocotyle batis Cerfontaine, 1899, chez *Raja oxyrhynchus* L., 1758, et *Raja nidrosiensis* Collett.

Enfin, il crée le genre *Pseudohexabothrium*, avec l'espèce nouvelle *Pseudohexabothrium rajae* pour un parasite de *Raja fyllae* Lutken, 1887. Ce genre est caractérisé par un cirre inerme, des vagins en V et des œufs munis d'un seul filament polaire.

En 1952, Doran crée lui aussi une nouvelle espèce type d'un nouveau genre, *Rhinobathonchocotyle cyclovaginatus*, pour un parasite de *Rhinobatos productus* Girard, 1855. Ce genre est caractérisé par des vagins en Y mais dont les deux branches sont réunies en anneau sur une portion de leur trajet. Le cirre est inerme, les œufs ont deux filaments polaires.

En 1955, Hargis, dans son étude des Monogènes, parasites de Poissons du golfe du Mexique, redécrit *Squalonchocotyle tiburonis* Brooks, 1934, parasite de *Sphyrna tiburo* L., 1758, et crée trois espèces nouvelles dont l'une est le type d'un genre nouveau.

Heteronchocotyle leucas, parasite de *Carcharhinus leucas* (Müller et Henle, 1841).
Squalonchocotyle impristi, parasite de *Pristis* sp.

Dasyonchocotyle spiniphattus, parasite de *Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824), type du nouveau genre *Dasyonchocotyle* caractérisé par un cirre épineux, des vagins réunis en Y et des œufs à un filament.

La même année, MANTER décrit *Squalonchocotyle callorhynchi* chez *Callorhynchus capensis* Duméril, 1865. C'est, jusqu'à présent, le seul Hexabothriidae récolté chez un Holocéphale.

Toujours en 1955, TENDEIRO et VALDEZ décrivent quatre *Erpocotyle* et un *Hexabothrium*.

E. francai chez *Heptranchias perlo* Bonnaterre, 1788.
E. pricei chez *Heptranchias perlo* Bonnaterre, 1788.
E. tropai chez *Squalus fernandinus* Molina, 1882.
E. pseudacanthi chez *Squalus acanthias* L., 1758.
Hexabothrium monteroi chez *Squalus blainvillei* (Risso, 1826).

Cependant ces nouvelles espèces, dont la description reste insuffisante et dont les types ont disparu, devront être retrouvées et revues.

En 1955, EUZET décrit pour la première fois la larve gyrodactyloïde d'un Hexabothriidae : *Neoerpocotyle catenulata* (Guberlet, 1933), parasite de *Mustelus mustelus* L., 1758, et de *Mustelus canis* = *Mustelus asterias* Cloquet, 1821.
Cette larve ciliée, se caractérise par un hapteur muni de dix crochetons marginaux.

En 1955 BEN DAWES dans son ouvrage sur les Trématodes adopte complètement les idées de PRICE.

En 1956 CABALLERO, HIDALGO et GROCCOTT signalent *Squalonchocotyle microstoma* chez un nouvel hôte, *Sphyrna mokarran* Ruppell.

En 1957, BYCHOWSKY dans son important ouvrage sur les Monogènes adopte la nomenclature de SPROSTON, mais avec le genre *Rajonchocotyloides*. Il discute de l'armature du hapteur et de son importance systématique. A partir du hapteur à symétrie bilatérale des Hexabothriidae, il essaye de comprendre la dissymétrie profonde de celui de *Heteronchocotyle*. Il signale pour la première fois la variabilité du trajet des vagins chez certaines espèces. Il groupe les Hexabothriidae et les Diclibothriidae dans l'ordre nouveau des Diclybothriidea dont il voit l'origine ancienne au début du Mésozoïque.

En 1957 encore, LLEWELLYN étudie les larves de quelques Monogènes de Poissons de Plymouth. Il décrit la larve ciliée de *Rajonchocotyle emarginata* qui possède comme celle de *Neoerpocotyle catenulata* un hapteur avec dix crochetons.
La même année, dans son travail sur la spécificité parasitaire des Monogènes, il propose en se basant sur la morphologie particulière des larves de distinguer les Hexabothriidae dans la super-famille des Hexabothrioidea.

En 1958, YAMAGUTI décrit *Squalonchocotyle laymani* sur les branchies de *Mustelus manazo*, au Japon.

En 1960, EUZET et RAIBAUT suivent expérimentalement le développement postlarvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price, 1942). La larve gyrodactyloïde a dix crochetons

haptoriaux, mais est dépourvue de ciliature. La première paire de ventouses qui apparaît est la paire inerme, située à l'extrémité de l'appendice haptorial. Cette paire de ventouses a donc la même valeur ontogénique que celles du plateau cotylophore.

En 1962, COUPLAND fait tomber en synonymie *Hexabothrium canicula* (Cerfontaine, 1899), parasite de *Scyliorhinus canicula* (L., 1758), avec *Hexabothrium appendiculatum* (Kuhn, 1829), parasite de *Scyliorhinus stellaris* (L., 1758).

Ces espèces avaient été séparées grâce aux épines du cirre mais elle démontre qu'il n'y a aucune différence ni dans le nombre ni dans la taille des épines génitales de ces deux espèces.

Elle met aussi en synonymie *Rajonchocotyle clavata*, succinctement décrite par SPROSTON (1946), avec *Rajonchocotyle emarginata* (Olsson, 1876).

En 1963, S. YAMAGUTI établit dans le « Systema Helminthum » un catalogue des Hexabothriidae connus à cette date. Il adopte la famille des Hexabothriidae Price, 1942, avec une unique sous-famille : Hexabothriinae Price, 1942. Il suit BYCHOWSKY et GUSSEV (1950) qui avaient élevé les Diclybothriinae Price, 1942, au rang de famille (Diclybothriidae). Les Hexabothriidae comprennent sept genres :

Dasyonchocotyle Hargis, 1955, avec 1 espèce.
Erpocotyle Van Beneden et Hesse, 1863, avec 27 espèces.
Heteronchocotyle Brooks, 1934, avec 2 espèces.
Hexabothrium Von Nordmann, 1840 avec 3 espèces.
Pseudohexabothrium Brinkmann, 1952, avec 1 espèce.
Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899, avec 11 espèces.
Rhinobathonchocotyle Doran, 1952, avec 1 espèce.

Dans ce dernier genre, YAMAGUTI crée une subdivision en considérant *Rajonchocotyloides* Price, 1942, comme un sous-genre. Nous avons donc :

Rajonchocotyle (*Rajonchocotyle*) avec 8 espèces.
Rajonchocotyle (*Rajonchocotyloides*) avec 3 espèces.

En 1964, POGORELTSEVA trouve des Hexabothriidae chez les Sélaciens de la mer Noire. Elle revoit *Erpocotyle squali* (Mac Callum, 1931) Price, 1942, et décrit *Erpocotyle pontica* n. sp. sur les branchies de *Trygon pastinaca* (L., 1758). Cette espèce, d'après l'iconographie donnée par l'auteur, a une anatomie assez extraordinaire et devra être revue.

En 1966, MAILLARD et OLIVER décrivent *Erpocotyle taschenbergi* d'après des individus trouvés sur les branchies d'*Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) à côté de *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1899) Yamaguti, 1963. Cette nouvelle espèce avait déjà été observée par TASCHENBERG qui l'avait étudiée sous le nom d'*Onchocotyle appendiculata*.

En 1967, EUZET et MAILLARD étudient les parasites des Sélaciens de la côte du Sénégal. Ils retrouvent quatre espèces :

Erpocotyle maccallumi (Price, 1942) sur *Paragaleus gruveli* Budker, 1835.
Erpocotyle sphyrnae (MacCallum, 1931) sur *Sphyrna zygaena* (L., 1758) et *Sphyrna diplana* Springer, 1941.
Heteronchocotyle hypoprioni Brooks, 1934, sur les branchies de *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868).
Erpocotyle laevis Van Beneden et Hesse, 1863, sur *Mustelus canis* Mitchill, 1815.

Ils décrivent une espèce nouvelle, *Erpocotyle dubium* sur les branchies de *Mobula rochebrunei* (Vaillant, 1879).

En 1968, DILLON et HARGIS revoient sur les côtes de Nouvelle-Zélande :

Erpocotyle antarctica (Hughes, 1928) chez *Mustelus antarcticus* Gunther.
Erpocotyle callorhynchi (Manter, 1955) sur un nouvel hôte *Callorhynchus milii* Bory de St-Vincent, 1823.
Erpocotyle squali (Mac Callum, 1931) sur *Squalus lebrunei* (Vaillant, 1888).

Ils décrivent une nouvelle espèce :

Hexabothrium akaroensis n. sp. sur les branchies de *Galeorhinus australis* Macleay.

En 1968, dans les Monogènes des Poissons d'Hawaï, YAMAGUTI revoit *Erpocotyle sphyrnae* (MacCallum, 1931) chez *Sphyrna lewini* Griffith, 1834, et décrit une nouvelle espèce, *Hexabothrium dasyatis*, sur les branchies de *Dasyatis* sp.

En 1968, MAÑE-GARZON et HOLCMAN-SPECTOR étudient un parasite branchial de *Sphyrna zygaena* (L., 1758) qu'ils nomment *Neoerpocotyle platensis* n. sp.

En 1969, LEBEDEV et PARUKHIN retrouvent *Erpocotyle callorhynchi* (Manter, 1955) sur les branchies de *Callorhynchus capensis* Duméril, 1865.

En 1970, MAILLARD décrit trois nouvelles espèces d'Hexabothriidae parasites de Sélaciens du golfe du Lion.

Rajonchocotyle pristiuri sur *Pristiurus melanostomus* (Rafinesque, 1810).
Squalonchocotyle centrophori chez *Centrophorus granulosus* (Bloch et Schneider, 1801).
Squalonchocotyle cerfontaini parasite de *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788).

En 1971, BRINKMANN étudie les Hexabothriidae des Raies d'Extrême-Orient ; il décrit une nouvelle espèce *Squalonchocotyle rajae*, parasite de *Raja smirnovi* Soldatov et Pavlenko, 1915, de *Raja rosispinis* Gill et Townsend, 1897, et *Breviraja isotrachys* (Günther, 1877). Ce Monogène a la particularité d'avoir un trajet des vagins variable d'un individu à l'autre.

Enfin en 1972, KTARI et MAILLARD découvrent sur les branchies de *Dasyatis pastinaca* (L., 1758) un nouveau genre *Neonchocotyle* avec pour espèce type *Neonchocotyle pastinacae*. Ce genre est caractérisé par des vagins parallèles, un cirre inerme, des œufs à deux filaments et un hapteur dissymétrique.

SYSTÉMATIQUE

Depuis les révisions importantes de PRICE (1942) et de SPROSTON (1946) de nombreux genres et espèces ont été décrits et placés parmi les Hexabothriidae.

Ces genres et ces espèces ayant été simplement apposés à la systématique déjà existante, une nouvelle mise au point de l'ensemble de la famille nous a paru indispensable.

L'étude d'un matériel important récolté sur les Sélaciens de la Méditerranée occidentale et des parasites recueillis par J. CADENAT sur les branchies des Sélaciens de Dakar nous a permis de découvrir de nouveaux caractères génériques qui permettent cette mise au point.

Nous avons, en outre, revu les exemplaires d'Hexabothriidae de la collection constituée en mer du Nord par BRINKMANN ainsi que les types et paratypes des représentants de cette famille déposés dans « l'Helminth Collection » de l'U.S. Nat. Mus.

Actuellement, la famille des Hexabothriidae est définie par les caractères suivants :

Les individus ont un corps allongé pourvu postérieurement d'un hapteur composé d'un plateau cotylophore et d'un appendice terminal.

Le plateau cotylophore porte six ventouses armées d'un crochet semi-circulaire pourvu d'une griffe à une extrémité.

A la partie distale de l'appendice s'ouvre une paire de ventouses entre lesquelles on trouve deux petits crochets (hamuli).

A l'extrémité antérieure s'ouvre une cavité buccale en ventouse au fond de laquelle débute le tube digestif par un pharynx musculeux.

Le tube digestif forme deux branches latérales qui s'unissent postérieurement pour donner des diverticules dans le hapteur.

Les testicules sont nombreux. Le canal déférent se termine dans une poche du cirre qui débouche dans l'atrium génital antérieur.

L'ovaire, prétesticulaire, est replié sur lui-même. Le canal génito-intestinal est présent. L'utérus se termine dans l'atrium génital qui s'ouvre ventralement sur la ligne médiane du corps.

Il existe deux ouvertures vaginales, ventrales, placées symétriquement de part et d'autre de l'atrium génital.

Les vagins débouchent dans les vitelloductes transverses. Les glandes vitellogènes, très développées, entourent, de chaque côté, les branches digestives.

Les œufs sont fusiformes et operculés. La larve gyrodactyloïde a un hapteur armé de dix crochetons.

Les Hexabothriidae sont des parasites branchiaux hématophages de Sélaciens et d'Holocéphales.

Genre Type : *Hexabothrium* Nordmann, 1840.

Cette famille contient actuellement huit genres :

Hexabothrium von Nordmann, 1840.

Erpocotyle Van Beneden et Hesse, 1863.
Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899.
Heteronchocotyle Brooks, 1934.
Pseudohexabothrium Brinkmann, 1952.
Rhinobathonchocotyle Doran, 1952.
Dasyonchocotyle Hargis, 1955.
Neonchocotyle Ktari et Maillard, 1972.

Ces genres se différencient par un certain nombre de caractères morpho-anatomiques dont les plus importants sont : la forme du plateau cotylophore, l'armature de la poche du cirre, le trajet des vagins, la morphologie des œufs.

A ces quatre caractères déjà soulignés par Cerfontaine, nous pouvons en ajouter deux autres : la conformation du réceptacle séminal, la structure de l'ootype.

En outre, l'étude de la poche du cirre nous a prouvé que son anatomie était aussi un caractère générique distinctif.

Forme du plateau cotylophore

Dans la majorité des cas, le plateau cotylophore et l'appendice qui le prolonge présentent un plan de symétrie qui correspond à celui de l'animal. Les ventouses sont disposées par paires, symétriquement par rapport à ce plan (fig. 2). Cependant, dans deux cas, le hapteur est nettement dissymétrique (chez *Heteronchocotyle* et *Neonchocotyle*).

En outre, nous avons pu observer que chez les formes à plateau cotylophore symétrique la position de l'appendice pouvait varier. Normalement, il prolonge le plateau coty-

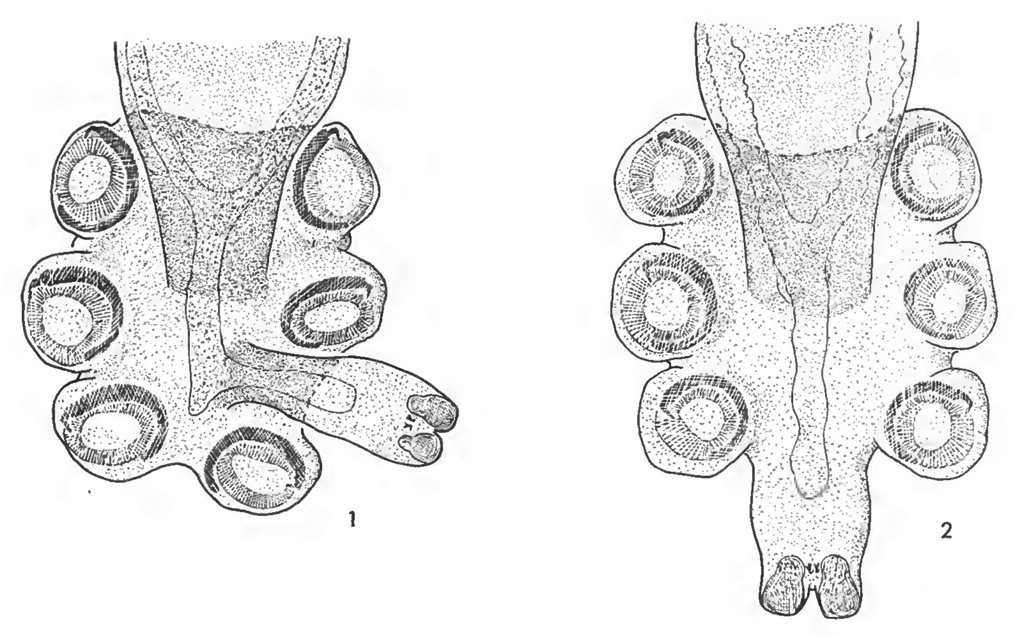


Fig. 1. — Morphologie du hapteur chez *Epicotyle* n. g.
Fig. 2. — Morphologie du hapteur chez *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863.

lophore dans le plan de symétrie mais il peut être situé sur la face supérieure du plateau cotylophore à droite ou à gauche du plan de symétrie (fig. 1).

Armature et anatomie de la poche du cirre

Le cirre est soit inerme, ce qui est le cas général, soit armé, comme dans les genres *Hexabothrium* et *Dasyonchocotyle.*

Dans tous les cas, le système copulateur mâle comprend une poche du cirre, séparée du canal déférent proprement dit par une valvule. D'après l'anatomie, nous distinguons deux types principaux de poche du cirre (Maillard, 1970).

Dans le premier type, la poche est subdivisée en deux régions : une région antérieure contenant le cirre proprement dit, armé ou non ; une région postérieure en réservoir à parois musculaires, où peuvent déboucher des glandes prostatiques.

Dans le second type la poche du cirre est constituée uniquement par la partie postérieure dont l'extrémité distale s'invagine et joue le rôle d'organe copulateur.

Trajet des vagins

Les deux vagins peuvent avoir des trajets indépendants et parallèles depuis leur origine jusqu'à leur débouché dans les vitelloductes transverses (nous les nommerons vagins parallèles).

Cependant, les vagins peuvent confluer à leur débouché dans les vitelloductes transverses (vagins en V) ou bien se réunir près de leur origine et former un vagin médian (vagins en Y).

Chez *Rhinobathonchocotyle* les vagins, d'abord réunis comme des vagins en Y, se séparent et forment un anneau en s'unissant à nouveau avant leur débouché impair dans les vitelloductes.

Dans certains cas toutefois, le trajet des vagins est difficile à définir avec certitude. Ainsi Brinkmann, chez *Squalonchocotyle rajae*, a pu observer tous les cas intermédiaires entre les vagins parallèles et les vagins en Y. Nous avons remarqué le même phénomène chez *Erpocotyle torpedinis* (Dollfus, 1937) Price, 1942, parasite de *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Enfin chez certaines espèces, il se forme au carrefour des vitelloductes transverses et du vitelloducte médian un élargissement dû à l'accumulation des cellules vitellines (= réservoir vitellin). La quantité de vitellus contenu dans ce réservoir peut rendre difficile la détermination du trajet des vagins ; c'est le cas d'*Hexabothrium appendiculatum* chez qui les auteurs ont décrit des vagins parallèles et chez qui nous avons observé des vagins en V et même en Y.

Morphologie des œufs

Les œufs sont toujours fusiformes et operculés. Leur coque est soit lisse, soit ornée de côtes méridiennes saillantes. Chez la plupart des espèces, il existe deux filaments polaires de longueur variable unissant parfois les œufs en une longue chaîne. Dans certains genres, les œufs n'ont qu'un seul filament postérieur, opposé à l'opercule. Chez d'autres, enfin, les œufs sont dépourvus de filament.

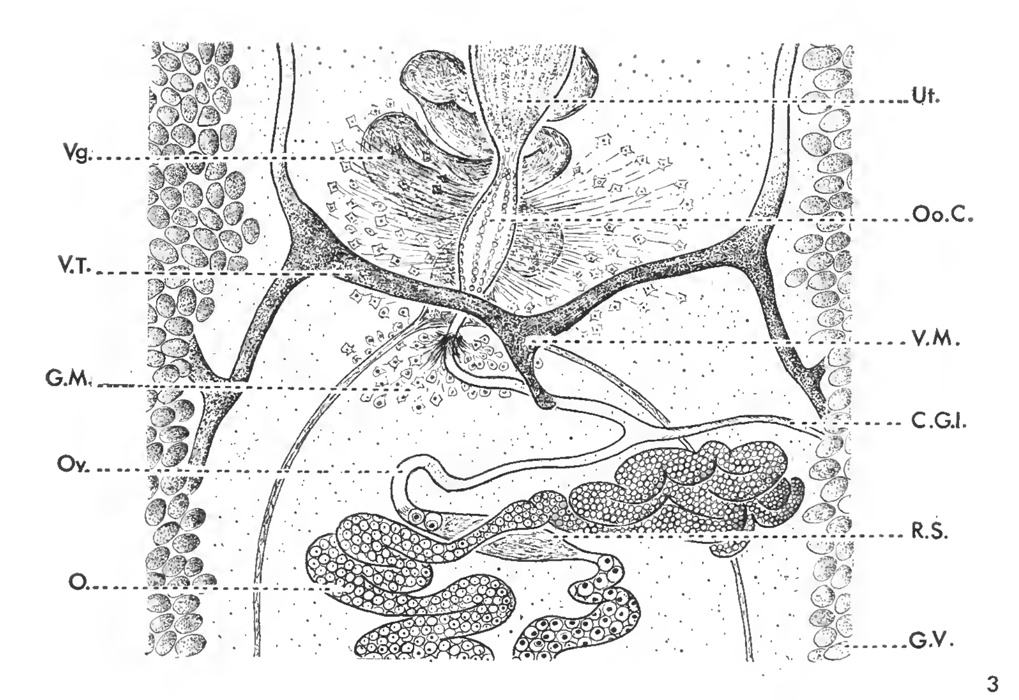


FIG. 3. — Détail de l'anatomie du genre *Protocotyle* n. g.
C.G.I., canal génito-intestinal ; G.M., glandes de Mehlis ; G.V., glandes vitellogènes ; O., ovaire ; Oo.C., ootype côtelé ; OV., oviducte ; R.S., réceptacle séminal ; Ut., utérus ; Vg., vagin ; V.M., vitelloducte médian ; V.T., vitelloducte transverse.

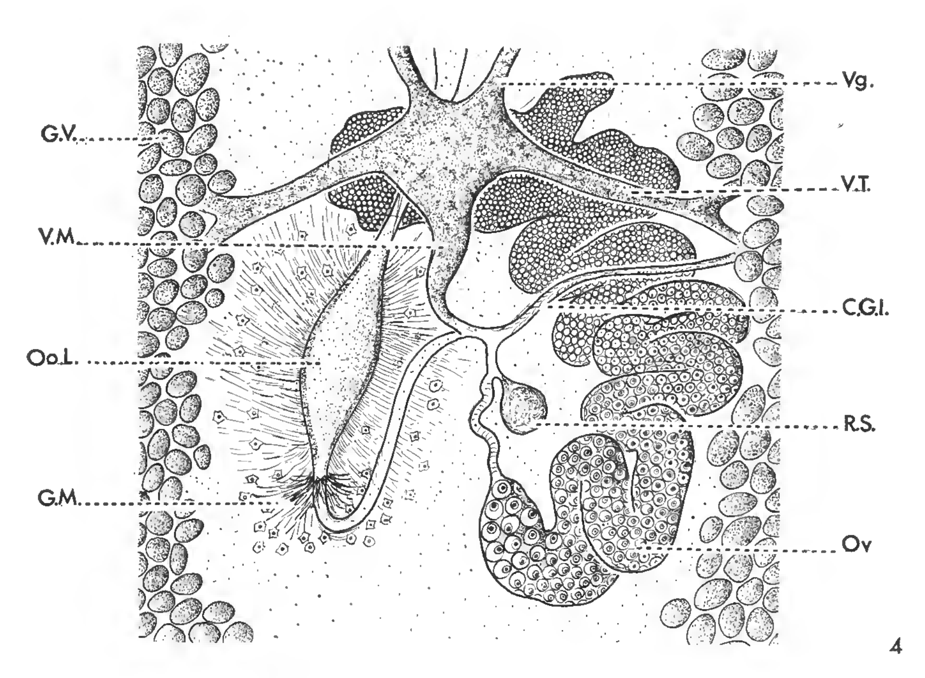


FIG. 4. — Détail de l'anatomie du genre *Epicotyle* n. g.
C.G.I., canal génito-intestinal ; G.M., glandes de Mehlis ; G.V., glandes vitellogènes ; Oo.L., ootype lisse ; Ov., ovaire ; R.S., réceptacle séminal ; Vg., vagin ; V.M., vitelloducte médian ; V.T., vitelloducte transverse.

Réceptacle séminal

Le réceptacle séminal est présent dans la majorité des cas. Il peut se présenter comme un simple élargissement de l'oviducte (fig. 3) ou comme un organe individualisé. C'est alors un sac plus ou moins important relié à l'oviducte par un étroit canal de longueur variable (fig. 4).

Structure de l'ootype

L'étude anatomique de plusieurs Hexabothriidae nous a prouvé que l'ootype présente deux structures différentes.

Chez certains, la surface interne de l'ootype est lisse et régulière (= ootype lisse) (fig. 4 et 5) ; chez d'autres, cette paroi est pourvue de rangées plus ou moins importantes de cellules cubiques. En coupes transversales, l'ootype présente alors un aspect étoilé (= ootype côtelé) (fig. 3 et 6).

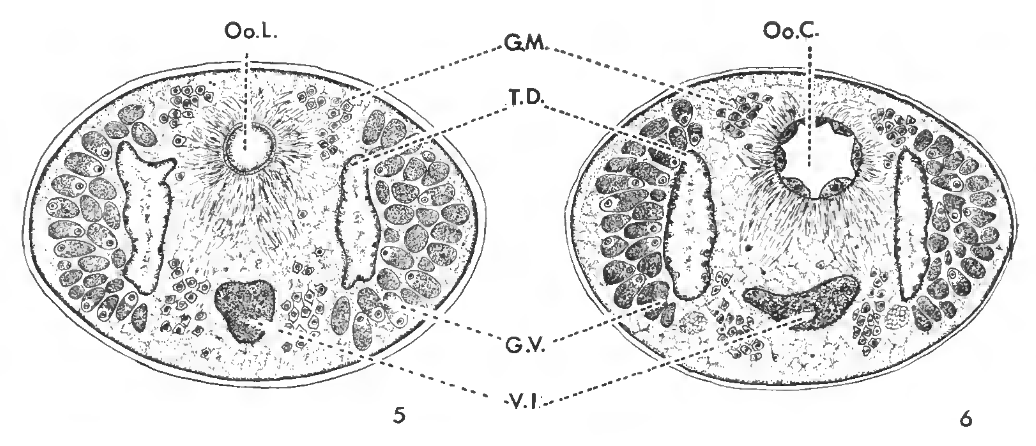


Fig. 5. — Schéma d'une coupe histologique d'un *Epicotyle* n. g.
Fig. 6. — Schéma d'une coupe histologique d'un *Rajonchocotyle* Cerfontaine, 1899.
G. M., Glandes de Mehlis ; G. V., Glandes vitellogènes ; Oo. C., Ootype côtelé ; Oo. L, Ootype lisse ; T.D., Tube digestif ; V. I., Vitelloducte impair.

La révision des Hexabothriidae que nous venons d'entreprendre nous a permis, grâce à l'introduction de ces nouveaux caractères à côté des anciens, de différencier de nouveaux genres en plus des huit existants dont nous reprécisons la diagnose.

Comme nous l'avons vu dans l'historique, les auteurs ne sont pas d'accord sur les critères qui permettent de séparer les genres *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863, de *Squalonchocotyle* Cerfontaine, 1899.

Si *Squalonchocotyle borealis*, espèce type du genre *Squalonchocotyle*, créé par Cerfontaine en 1899, ne pose aucun problème, il n'en est pas de même pour la validité du genre *Erpocotyle* et de son espèce type *Erpocotyle laevis*.

Erpocotyle fut proposé en 1863 par Van Beneden et Hesse pour une espèce récoltée sur l'Emissole lisse, *Mustelus laevis* (= *Mustelus mustelus*) : *Erpocotyle laevis*.

A cause de l'absence de détails précis dans la description originale, la validité de cette espèce, et donc du genre, fut longtemps contestée.

Mustelus mustelus est en effet l'hôte de quatre Hexabothriidae :

Erpocotyle laevis Van Beneden et Hesse, 1863.
Squalonchocotyle vulgaris Cerfontaine, 1899.
Erpocotyle catenulata (Guberlet, 1933) Yamaguti, 1963.
Hexabothrium musteli (MacCallum, 1931) Price, 1942.

L'espèce nommée par Van Beneden et Hesse ne peut pas être confondue avec *Hexabothrium musteli*. En effet, cette dernière possède un cirre épineux. Or Van Beneden et Hesse écrivent : « il n'existe pas non plus de couronne de crochets au bout de l'appareil sexuel. » Le nom d'*Erpocotyle* s'applique donc à une des trois autres espèces.

Selon le cas, les auteurs admettent la validité d'*Erpocotyle laevis* et placent *Squalonchocotyle vulgaris* en synonymie. Le genre *Erpocotyle* est alors valable. Dans les autres cas, les auteurs considèrent *Erpocotyle laevis* comme *nomen nudum* (la description étant pour eux insuffisante), ou à la rigueur comme un synonyme de *Squalonchocotyle vulgaris*. Le genre *Erpocotyle* est alors caduc.

L'examen attentif de l'iconographie donnée par Van Beneden et Hesse pour *Erpocotyle laevis* nous a permis de relever trois précisions qui nous permettent de mieux caractériser cette espèce :

a) La longueur des crochets de la pointe à la courbure rapportée à la longueur du corps est de $\frac{1}{16}$; ce rapport représente, sur notre matériel, $\frac{1}{10}$ pour l'espèce que nous nommons *E. catenulata* et $\frac{1}{16}$ pour l'autre espèce.

b) La longueur du plateau cotylophore rapportée à la longueur du corps est de $\frac{10}{38}$; ce deuxième rapport est d'environ $\frac{10}{28}$ pour *E. catenulata* et de $\frac{10}{45}$ pour l'autre espèce.

L'*habitus* donné par Van Beneden et Hesse et la petite taille représentée par l'échelle nous font penser que la description d'*Erpocotyle laevis* a été faite d'après du matériel fixé et contracté. Dans ce cas le rapport réel hapteur/corps doit donc être plus petit et s'éloigner de celui mesuré chez *E. catenulata*.

c) Les vitellogènes, représentés sur le dessin par deux bandes grises latérales (correspondant à la couleur réelle observée sur l'animal), ne pénètrent pas dans le hapteur. Or les vitellogènes entourent le diverticule digestif de l'appendice d'*Erpocotyle catenulata*.

Pour toutes ces raisons l'espèce *E. laevis* est suffisamment reconnaissable. Elle correspond à ce que beaucoup d'auteurs ont décrit sous le nom de *Squalonchocotyle vulgaris*. Le genre *Erpocotyle* est donc valable et *E. laevis* en est le type [1].

L'examen des Hexabothriidae que nous avons eu à notre disposition nous a montré que les parasites groupés par Yamaguti dans le genre *Erpocotyle* présentaient les uns un ootype lisse et les autres un ootype côtelé.

1. Nous déposons au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris des préparations qui représentent les néotypes de cette espèce sous les numéros : 147 P lames 189 Ti et 190 Ti.

L'étude d'*Erpocotyle laevis* (= *S. vulgaris* Cerfontaine, 1899) nous a prouvé que cette espèce possède un ootype lisse et que, par contre, *Squalonchocotyle borealis* présente un ootype côtelé.

Nous proposons donc de grouper parmi les anciens *Erpocotyle-Squalonchocotyle*, toutes les espèces à ootype lisse dans le genre *Erpocotyle* et toutes les espèces à ootype côtelé dans le genre *Squalonchocotyle*.

Dans le genre *Squalonchocotyle* tel que nous venons de le distinguer (ootype côtelé) certaines espèces ont un réceptacle séminal sacciforme, d'autres ne présentent qu'un simple élargissement de l'oviducte rempli de spermatozoïdes. Ce caractère qui nous semble plus primitif que le caractère réceptacle séminal sacciforme nous permet de proposer pour les espèces qui le possèdent le genre *Protocotyle* n. g. avec pour espèce type *Protocotyle grisea* (Cerfontaine, 1899), parasite d'*Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788).

Dans le genre *Erpocotyle* caractérisé par un ootype lisse, l'appendice haptorial est généralement placé dans le prolongement du plateau cotylophore à son extrémité dorsale et dans son plan de symétrie.

Nous avons observé que les Hexabothriidae parasites de *Torpedo marmorata* et nommés par Price *Erpocotyle torpedinis* possédaient un appendice situé sur la face opposée à l'ouverture des ventouses, à droite ou à gauche du plan de symétrie. En outre, nous avons déjà fait remarquer que chez cette espèce le parcours des vagins variait d'un individu à l'autre et que la larve gyrodactyloïde était dépourvue de ciliature.

Nous proposons donc la création d'un genre *Epicotyle* pour cette espèce et la séparons ainsi des *Erpocotyle*. L'espèce type est *Epicotyle torpedinis* (Price, 1942).

La famille des Hexabothriidae comprend donc onze genres :

Dasyonchocotyle Hargis, 1955.
Epicotyle n. g.
Erpocotyle Van Beneden et Hesse, 1863.
Heteronchocotyle Brooks, 1934.
Hexabothrium von Nordmann, 1840.
Protocotyle n. g.
Pseudohexabothrium Brinkmann, 1952.
Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899.
Rhinobathonchocotyle Doran, 1952.
Squalonchocotyle Cerfontaine, 1899.
Neonchocotyle Ktari et Maillard, 1972.

dont les caractères génériques sont les suivants :

Genre **Dasyonchocotyle** Hargis, 1955

Cirre armé d'épines. Vagins en Y. Réceptacle séminal sacciforme. Œufs munis d'un long filament polaire. La structure de l'ootype est inconnue. Espèce type : *D. spiniphallus* Hargis, 1955, parasite de *Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824) (Dasyatidae).

Genre **Epicotyle** n. g.

Un appendice haptorial placé sur la face supérieure du plateau cotylophore. Cirre

inerme. Vagins à pareours très variable. Réeeptaele séminal saeeiforme. Ootype lisse. Œufs réunis en ehaîne. Larves non eiliées. Espèee type : *E. torpedinis* (Priee, 1942), parasite de *Torpedo marmorata* (Torpedinidae).

Genre **Erpocotyle** Van Beneden et Hesse, 1863

Cirre inerme. Vagins parallèles. Réeeptaele séminal saeeiforme. Ootype lisse. Œufs à filaments polaires parfois réunis en ehaîne. Parasite de Sélaeiens Lamniformes. Espèee type : *Erpocotyle laevis* Van Beneden et Hesse, 1863. Nous plaçons dans ee genre les espèees que nous avons pu observer et dont nous eonnaissons la strueture de l'ootype :

Erpocotyle catenulata (Guberlet, 1933) Yamaguti, 1963.
Erpocotyle maccallumi (Priee, 1942) Yamaguti, 1963.
Erpocotyle macrohystera (Price, 1942).
Erpocotyle ginglymostomae (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963.
Erpocotyle microstoma (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963.
Erpocotyle tiburonis (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963.

Il existe vraisemblablement d'autres espèees qui doivent être rangées dans ee genre, mais qui ne pourront l'être qu'après examen du matériel original.

Genre **Heteronchocotyle** Brooks, 1934

Hapteur profondément dissymétrique. Cirre inerme. Vagins parallèles. Réeeptaele séminal simple. Dilatation de l'oviduete. Ootype lisse. Œufs à deux filaments polaires. Parasites de Careharhinidae. Espèee type : *Heteronchocotyle hypoprioni* Brooks, 1934.
Heteronchocotyle leucas Hargis, 1955.

Genre **Hexabothrium** von Nordmann, 1840

Cirre armé d'épines. Vagins parallèles. Réeeptaele séminal saeeiforme. Ootype lisse. Œufs à un seul filament polaire. Espèee type : *H. appendiculatum* (Kuhn, 1829) Nordmann, 1840.

H. dasyatis Yamaguti, 1968.
H. monteroi Tendeiro et Valdez, 1955.
H. musteli (MacCallum, 1931) Price, 1942.
H. akaroensis Dillon et Hargis, 1968.

Genre **Neonchocotyle** Ktari et Maillard, 1972

Hapteur dissymétrique. Cirre inerme. Vagins parallèles. Réeeptaele séminal saeeiforme. Ootype lisse. Œufs à deux filaments polaires. Espèee type : *Neonchocotyle pastinacae* Ktari et Maillard, 1972, parasite de Dasyatidae.

Genre **Protocotyle** n. g.

Cirre inerme. Vagins parallèles. Réeeptaele séminal en élargissement de l'oviduete. Ootype côtelé. Œufs à deux filaments polaires. Espèee type : *P. grisea* (Cerfontaine, 1899), parasite d'Hexanehidae.
P. taschenbergi (Maillard et Oliver, 1966).

Genre **Pseudohexabothrium** Brinkmann, 1952

Cirre inerme. Vagins en V. Pas de réceptacle séminal. Structure de l'ootype inconnue. Œufs avec un seul filament. Parasite de *Raja fyllae* Lutken, 1887. Espèce type : *Pseudohexabothrium rajae* Brinkmann, 1952.

Genre **Rajonchocotyle** Cerfontaine, 1899

Cirre inerme. Vagins en Y. Réceptacle séminal sacciforme. Ootype côtelé. Œufs totalement dépourvus de filaments polaires et ornés de sept côtes méridiennes. Parasite de Rajidae et de Scyliorhinidae. Espèce type : *R. batis* Cerfontaine, 1899.

R. alba Cerfontaine, 1899.
R. emarginata (Olsson, 1876) Sproston, 1946.
R. kenojei Yamaguti, 1938.
R. laevis Price, 1942.
R. prenanti (St-Remy, 1890) Cerfontaine, 1899.
R. pristiuri Maillard, 1970.
R. ovata Guberlet, 1937.

Genre **Rhinobathonchocotyle** Doran, 1952

Cirre inerme. Vagins en Y, puis réunis en anneau. Pas d'ootype net. Œufs sans filament polaire. Parasite de Rhinobathidae. Espèce type : *Rhinobathonchocotyle cyclovaginatus* Doran, 1952.

Genre **Squalonchocotyle** Cerfontaine, 1899

Cirre inerme. Vagins parallèles. Réceptacle séminal sacciforme. Œufs à deux filaments rarement réunis en chaîne. Ootype côtelé. Parasite de Squalidae. Espèce type : *S. borealis* (Van Beneden, 1853) Cerfontaine, 1899. Nous plaçons dans ce genre les sept espèces que nous avons pu étudier. Il doit vraisemblablement en renfermer d'autres, mais seul un examen des préparations-types permettra l'attribution générique. Les espèces examinées sont :

S. abbreviata (Olsson, 1876) Cerfontaine, 1899.
S. spinacis (Goto, 1894) Cerfontaine, 1899.
S. squali MacCallum, 1931.
S. tropai Tendeiro et Valdez, 1955.
S. centrophori Maillard, 1970.
S. cerfontaini Maillard, 1970.

A la suite de cette nouvelle définition des différents genres d'Hexabothriidae, nous proposons de les distinguer de la manière suivante :

1. —	Hapteur symétrique	2
	Hapteur dissymétrique	8
2. —	Cirre inerme	3
	Cirre armé	7
3. —	Vagins parallèles	4
	Vagins non parallèles	6

4 —	Ootype lisse	*Erpocotyle*
	Ootype côtelé	5
5. —	Réceptacle séminal sacciforme	*Squalonchocotyle*
	Réceptacle séminal non sacciforme	*Protocotyle*
6. —	Vagins en V	*Pseudohexabothrium*
	Vagins en Y	*Rajonchocotyle*
	Vagins en anneau	*Rhinobathonchocotyle*
7. —	Vagins parallèles	*Hexabothrium*
	Vagins non parallèles	*Dasyonchocotyle*
8. —	Réceptacle séminal non sacciforme	*Heteronchocotyle*
	Réceptacle séminal sacciforme	9
9. —	Crochets haptoriaux de taille égale entre eux	*Epicotyle*
	Crochets haptoriaux inégaux entre eux	*Neonchocotyle.*

PHYLOGENÈSE

Les représentants de la famille des Hexabothriidae ont une grande homogénéité morpho-anatomique, ne se rencontrent que chez les Sélaciens (sauf une espèce chez les Holocéphales) et sont étroitement spécifiques de leur hôte.

Ces caractères nous font penser à une spécificité d'ordre phylogénique et nous avons donc essayé de dresser un arbre généalogique des différents genres d'Hexabothriidae.

Pour cela nous avons tenté de définir le type originel de cette famille.

Chez la plupart des espèces, le cirre est inerme et le trajet des vagins est parallèle : nous pensons donc que ces caractères devaient être ceux du type primitif.

Un réceptacle individualisé, avec un canal le reliant à l'oviducte, nous paraît plus évolué qu'un réceptacle séminal formé par un simple élargissement de l'oviducte sans doute dû à l'accumulation des spermatozoïdes à ce niveau. D'ailleurs, un réceptacle séminal distinct de l'oviducte se rencontre, chez les Polyopisthocotylea, seulement dans quelques familles spécialisées (par exemple les Diclidophoridae).

Il apparaît donc que le type primitif des Hexabothriidae devait être un animal symétrique avec un cirre inerme, des vagins parallèles, un réceptacle séminal en simple dilatation de l'oviducte.

A partir de ce type primitif nous distinguons une division en deux branches, basée sur la structure de l'ootype.

Les individus de la première branche ont un ootype à côtes, ceux de la seconde un ootype à parois lisses (fig. 7).

Dans la première branche (ootype côtelé) nous trouvons deux parasites qui réunissent tous les caractères primitifs : ce sont les deux espèces du genre *Protocotyle* que nous avons défini précédemment. Tous les autres genres de cette branche ont un réceptacle séminal sacciforme. Nous y trouvons le genre *Squalonchocotyle* avec des vagins parallèles et les genres *Rajonchocotyle*, *Rhinobathonchocotyle*, *Pseudohexabothrium* et *Dasyonchocotyle* qui se distinguent par l'union plus ou moins stable et plus ou moins profonde des vagins. De plus, dans ce dernier genre des épines apparaissent sur le cirre [1].

1. Bychowsky, en 1957, voyait déjà dans *Squalonchocotyle* le type primitif des Hexabothriidae.

Dans la deuxième branche (ootype lisse) le type ancestral se retrouve chez *Heteronchocotyle* chez qui, de plus, le hapteur est profondément déformé.

Nous trouvons ensuite quatre genres chez qui le réceptacle séminal est sacciforme : le genre *Erpocotyle* d'où paraissent dériver les genres *Neonchocotyle* et *Epicotyle* par transformation du hapteur ; le genre *Epicotyle* présente en outre une instabilité dans le trajet des vagins ; le genre *Hexabothrium* qui se différencie du genre *Erpocotyle* par la présence d'épines au cirre.

Si nous plaçons cet arbre généalogique hypothétique en face de l'arbre phylogénique des Sélaciens tel que l'a proposé Souvaroff en 1948 (*in* Bychowsky, 1957) (fig. 8), nous nous apercevons que :

1° Le genre *Protocotyle* se rencontre chez les Sélaciens primitifs, les Hexanchiformes.

2° Les genres de la première branche (ootype côtelé) se rencontrent chez les Squaliformes et les Rajiformes.

Chez les Squaliformes, nous trouvons presque uniquement les représentants du genre *Squalonchocotyle.*

Chez les Rajiformes, sont réunis les quatre genres chez qui les vagins marquent une tendance vers un trajet en Y = *Rajonchocotyle, Rhinobathonchocotyle, Dasyonchocotyle, Pseudohexabothrium.*

3° Les genres *Erpocotyle, Heteronchocotyle* et *Hexabothrium* de la 2e branche (ootype lisse) se trouvent chez les Galéiformes. Un genre se rencontre chez les Rajiformes (*Neonchocotyle*) et un chez les Torpédiniformes (*Epicotyle*).

4° La complication des trajets des vagins à partir du type parallèle primitif n'apparaît que chez les *Hypotremata* et leur instabilité chez certaines espèces confirme l'origine récente de ces parasites.

Il semble donc que dans les grandes lignes les Hexabothriidae aient évolué en même temps que leur hôte. Les quelques exceptions que l'on remarque, peuvent s'expliquer par des captures écologiques (par exemple *Rajonchocotyle pristiuri* parasite d'un Scyliorhinidae).

Cependant, le genre *Hexabothrium* se rencontre chez les Galéiformes (*Hexabothrium appendiculatum, Hexabothrium musteli, Hexabothrium akaorensis*), chez les Squaliformes (*H. monteroi*) et chez les Rajiformes (*Hexabothrium dasyatis*).

H. dasyatis et *Dasyonchocotyle spiniphallus* ne diffèrent sensiblement que par le trajet des vagins, la morphologie et l'anatomie étant par ailleurs identiques. Nous pensons qu'il doit y avoir, dans le genre *Dasyonchocotyle,* la même instabilité dans le trajet des vagins que dans les espèces *Epicotyle torpedinis* et *Squalonchocotyle rajae. Hexabothrium dasyatis* serait donc synonyme de *Dasyonchocotyle spiniphallus.*

L'instabilité des trajets des vagins constatée par Brinkmann chez *Squalonchocotyle rajae* a fait penser à cet auteur que l'on pouvait voir dans l'apparition de ce caractère l'origine des *Rajonchocotyle* ce qui correspond bien à notre hypothèse.

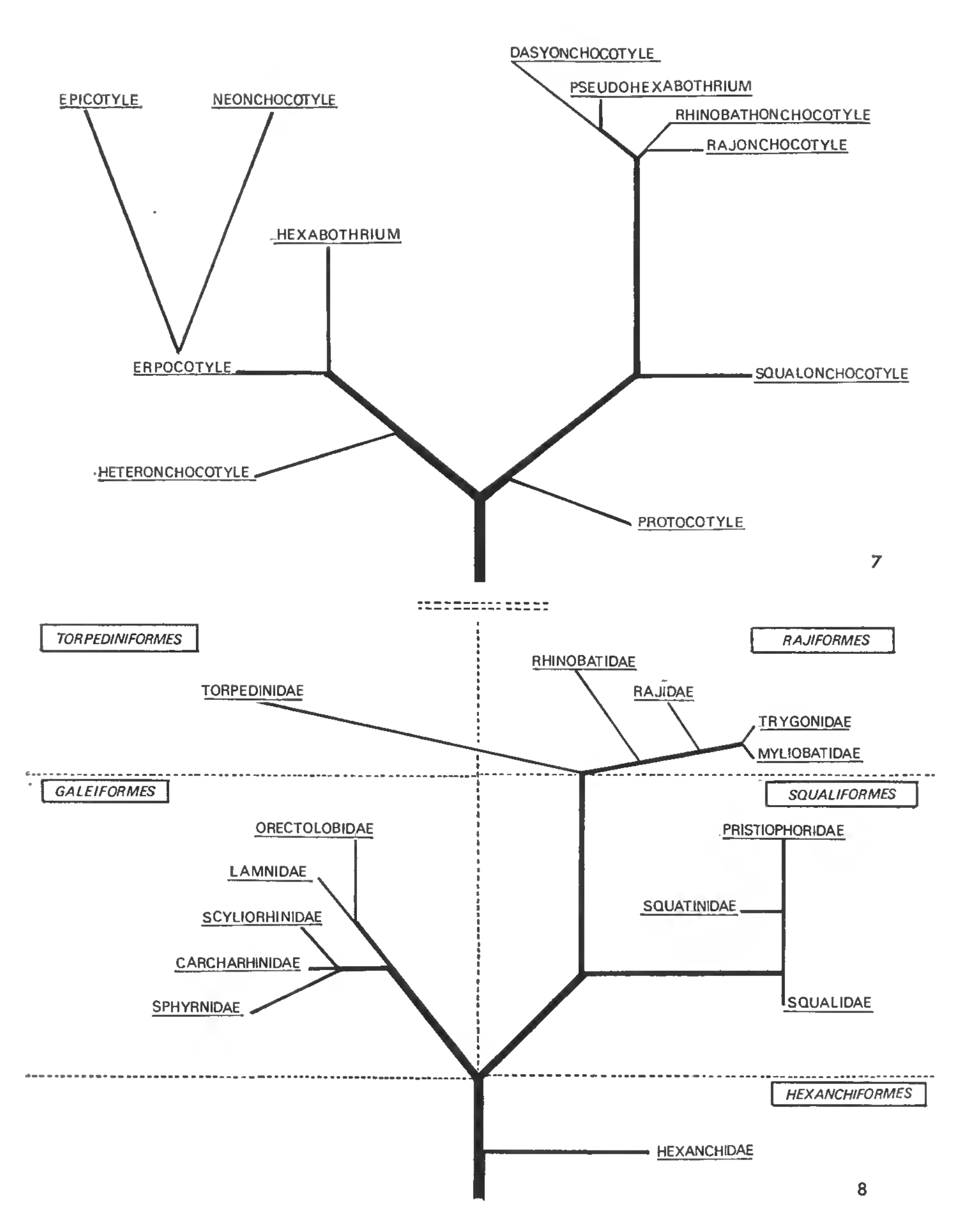


Fig. 7. — Arbre généalogique des genres de la famille des Hexabothriidae.
Fig. 8. — Arbre généalogique des Sélaciens d'après Souvaroff (*in* Bychowsky, 1957).

CONCLUSION

Cette indispensable révision des Hexabothriidae nous a permis de mettre en évidence de nouveaux caractères génériques. A l'aide de ces caractères nous avons proposé deux genres nouveaux (*Protocotyle* et *Epicotyle*) et redéfini les genres connus.

Nous avons ensuite tenté d'établir une phylogenèse des genres de la famille. Cette phylogenèse correspond dans ses grandes lignes à celle admise pour les Sélaciens.

Nous pensons que, dans la majorité des cas, la spécificité des Hexabothriidae est de type phylogénique et que les parasites ont évolué simultanément avec leurs hôtes.

Cependant, de nombreuses espèces connues n'ayant pu être revues, une monographie des Hexabothriidae reste nécessaire. Ce travail devrait comprendre la redescription détaillée de toutes les espèces et de leurs larves. Les diagnoses futures devraient donc obligatoirement comprendre, en plus des caractères classiques, la morphologie du réceptacle séminal et de la poche du cirre et l'anatomie de l'ootype. Le hapteur, jusqu'à présent étudié pour la forme et la taille des crochets et des hamuli, devrait être observé in situ, pour préciser dans « l'habitus », les positions relatives du corps, du plateau cotylophore et de l'appendice.

Quelques familles de Sélaciens n'ont jamais été signalées comme parasitées par des Hexabothriidae. C'est peut-être dans ces familles que l'on trouvera les preuves ou les critiques de la phylogenèse que nous avons proposée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bonham, K., 1950. — Some monogenetic trematodes of Puget Sound fishes. (Abstr. and Art.) Repr. Studies Honoring Trevor Kincaid, Univ. Wash. Press., 1950 : 85-103, 154-163.

Braun, M. G. C., 1890. — Vermes. *Bronn's Kl. Ordn. ThierReichs*, **4**, Abt. Ia (12-14) : 401-448 ; (15-16) : 449-512 ; (17) : 513-560.

Brinkmann, A. Jr., 1952. — Fish trematodes from Norewgian waters. I. The history of fish trematode investigations in Norway and the Norvegian species of the order Monogenea. *Arbok Univ. Bergen, Naturvit. Rekke* (1) : 1-134.

Brinkmann, A., Jr, 1971. — Hexabothriids (Monogenoidea) from far-eastern skates. *Parazitologia*, **5** (6) : 532-538.

Brooks, G. L., 1934. — Some new ectoparasitic trematodes (Onchocotylinae) from the gills of American sharks. *Parasitology*, **26** (2) : 259-267.

Bychowsky, B. E., 1957. — Monogenetic trematodes, their systematics and phylogeny. Akad. Nauk. USSR, 509 p. Eng. transl. by A.I.B.S., Wash., D.C., W. J. Hargis, Jr. (éd.), 1961. VIMS Transl. Sér. N° 1.

Bychowsky, B. E., and A. V. Gussev, 1950. — The family Diclybothriidae and its systematic position. *Parazit. Sb., Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR*, **12** : 275-299.

Caballero. E. Hidalgo, and R. G. Grocott, 1956. — Helmintos de la Republica de Panama. XVII. Cuatro especies de trematodos de peces marinos con descripcion de una nueva forma. *Revta. bras. Biol.*, **16** (2) : 181-194.

Causey, D., 1926. — *Onchocotyle somniosi* n. sp., an ectoparasitic trematode of the sleeper chark (*Somniosus microcephalus*). *Parasitology*, **18** (2) : 195-202.

Cerfontaine, P., 1899. — Les Onchocotylinae. (Contribution à l'étude des *Octocotylides*. V.) *Archs Biol., Paris*, **16** (3) : 345-478.

Cordero, E. H., 1944. — Dos nuevas especies de trematodos monogeneticos de los plagiostomos de la costa uruguaya. *Calicotyle macrocotyle* y *Neoerpocotyle tudes. Comun. zool. Mus. Hist. nat. Montev.*, **1** (16) : 1-15.

Coupland, A. C., 1962. — The taxonomy of monogenean gill parasites from *Scyliorhinus canicula* and *Raia clavata* at Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **42** (3) : 521-526.

Diesing, K. M., 1850. — Systema Helminthum. I, XIII P., 1 L., 679 p. Vindobonae. (Reprinted in 1960 together with vol. 2 as Historiae Naturalis Classica, t. XI, by J. Cramer, Weinheim, Hafner, N.Y.)

— 1858. — Revision der Myzhelminthen. Abtheilung : Trematoden. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl.*, **32** (23) : 307-390.

Dillon, W. A., and W. J. Hargis Jr., 1968. — Monogenetic trematodes from the southern Pacific Ocean. Part IV. Polyopisthocotyleids from New Zealand fishes : the families Mazocraeidae, Diclidophoridae and Hexabothriidae. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **81** : 351-366.

Dollfus, R. Ph., 1937. — Parasitologia Mauritanica... Helmintha (III). Trematodes de Sélaciens et de Cheloniens. *Bull. Com. Étud. hist. scient. Afr. occid. fr.*, **19** (4) (oct.-déc. 1936) : 397-519.

Doran, D. J., 1953. — New monogenetic trematodes from the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres). *J. Parasit.*, **39** (2) : 145-151.

Dujardin, F., 1845. — Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Roret, Paris, 654 p.

Euzet, L., 1955. — Larves gyrodactyloides nageantes de quelques trematodes monogenetiques de poissons marins. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **78** : 71-79.

Euzet, L., et C. Maillard, 1967. — Parasites de poissons de mer ouest africains récoltés par J. Cadenat. VI. Monogènes de Sélaciens. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, Sér. A, **29** (4) : 1435-1493.

Euzet, L., et A. Raibaut, 1960. — Le développement postlarvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price, 1942) (Monogenea, Hexabothriidae). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **83** : 101-108.

Fuhrmann, O., 1928. — Zweite Klasse des Cladus Platyhelminthes : Trematoda. *In* : Kukenthal's Handb. Zool., **2** (2 Teil, Lief. 3, Bogen 1-8) : 1-140.

Gamble, F. W., 1896. — Platyhelminthes and Mesozoa. Chapter 2, Trematode. *Cambridge Nat. Hist.*, **2** : 1-96 (p. 51-61, 72-73 monogenetic trematodes). (1901. 2 éd.)

Goto, S., 1894. — Studies on the ectoparasitic trematodes of Japan. *J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo*, **8** (1) : 1-273. Abstract, *Am. Nat.*, **28** (336) : 1017-1018.

Guberlet, J. E., 1933. — Notes on some Onchocotylinae from Naples with a description of a new species. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **12** (3) : 323-336.

— 1937. — Trematodos ectoparasitos de los peces de las costas del Pacifico. *An. Inst. Biol. Univ. Méx.*, **7** : 457-467.

Hargis, W. J., Jr, 1955. — Monogenetic trematodes of Gulf of Mexico fishes. Part VI. The superfamilies Polystomatoidea Price, 1936 and Diclidophoroidea Price, 1936. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **74** (4) : 361-377.

Hughes, W. K., 1928. — Some trematode parasites on the gills of Victorian fishes. *Proc. R. Soc. Vict.*, n. s., **41** (1) : 45-54. Also in *Collect. papers sci. Lab. Univ. Melbourne* (1910-1928), 1929, **5**, Zool. : 45-54.

Kuhn, J., 1829. — Description d'un nouvel epizoaire du genre *Polystoma* qui se trouve sur les branchies de la petite roussette (*Squalus catulus*) suivie de quelques observations sur le *Distoma megastomum* et le *Cysticercus leporis variabilis* de Bremser. *Annls sci. Obs. Paris*, **2** : 450-465. (Abstract, *Bull. Sci. nat. Geol.*, 1930, 2 sect., **20** : 185-187.)

Ktari, M. H., et C. Maillard, 1972. — *Neonchocotyle pastinacae* n. g. n. sp. (Monogenea Hexabothriidae) parasite de *Dasyatis pastinaca* dans le Golfe de Tunis : description de l'adulte et de la larve. *Annls Parasit. hum. comp.*, **47** (2) : 181-191.

Linton, E., 1940. — Trematodes from fishes mainly from the Woods Hole region, Massachusetts. *Proc. U.S. Natn Mus.*, **88** : 1-172.

Llewellyn, J., 1957. — Host-specificity in monogenetic trematodes. *In* : Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. *Un. int. Sci., biol.* sér. B, **32** : 199-212.

Llewellyn, J., 1957. — The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **36** (2) : 243-259.

MacCallum, G. A., 1931. — Four new species of trematode worms of the subfamily Onchocotylinae. *Proc. U.S. Natn Mus.*, **79** (26) : 1-8.

Maillard, C., 1970. — Trois nouvelles espèces d'Hexabothriidae (Monogenea) parasites de Sélaciens du golfe du Lion. *Annls Parasit. hum. comp.*, **45** (5) : 563-576.

Maillard, C., et G. Oliver, 1966. — Monogenea, Hexabothriidae (*Erpocotyle grisea*, *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov.). *Vie Milieu*, **17** (3A) : 1201-1215.

Manter, H. W., 1955. — Two new monogenetic trematodes from elephant fishes (*Callorhynchus*) from South Africa and New Zealand. *In* : Essays in the natural sciences in honor of Captain Allan Hancock on the occasion of his birthday, July 26, 1955. Univ. S. Calif. Press, Los Angeles : 211-220.

Miller, R. C., 1927. — A new ectoparasitic trematode from the dogfish shark (*Squalus sucklii*). *Publs Puget Sound mar. biol. Stn*, **5** : 221-229.

Monticelli, F. S., 1903. — Per una nuova classificazione degli *Heterocotylea*. *Monitore zool. ital.*, **14** (12) : 334-336.

NORDMANN, A. VON, 1832. — Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. 1 Heft. G. Reimer, Berlin, 118 p.

— 1840. — Les vers (vermes). *In* : J.-B. DE LAMARCK, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres... Paris, 2e éd., III : 542-686.

OLSSON, P., 1866-1867. — Entozoa, iakttagna hos Skandinaviska hafsfiskar. I. Platyhelminthes. *Lunds Univ. Arsskr. Math. o. Nat.-Vetensk.*, (1866), **3** (Art. 3), 59 p.

— 1876. — Bidrag till skandinaviens helminthfauna. 1. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.*, 1875 (1876), n.F., **14** (1), Art. 1, 35 p.

PALOMBI, A., 1949. — I trematodi d'Italia. Parte 1. Trematodi monogenetici. *Arch. zool. ital.*, **34** : 203-408.

PARONA, C., and A. PERUGIA, 1890. — Intorno ad alcune polystomeae e considerazioni sulla sistematica di questa famiglia. *Atti Soc. ligust. Sci. nat geogr.*, **1** (3) : 225-242.

POCHE, F., 1926. — Das system der Platodaria. *Arch. Naturgesch.*, 1925 (1926), Abt. A., **91** (2) : 1-240, 241-458.

POGORELTSEVA, T. P., 1964. — New and little known species of the monogenetic trematodes of fish in the Black sea. *Problemy Parazit., Trudy Ukr. Republ. Nauch. Obshch. Parazit.*, **3** : 30-42.

PRICE, E. W., 1942. — North American monogenetic trematodes. V. The family Hexabothriidae, n. n. (Polystomatoidea). *Proc. helminth. Soc. Wash.*, **9** (2) : 39-56.

REES, G., and J. LLEWELLYN, 1941. — A record of the trematode and cestode parasites of fishes from the Porcupine Bank, Irish Atlantic Slope and Irish sea. *Parasitology*, **33** : 390-396.

SAINT-REMY, G., 1890. — Sur une espèce nouvelle de polystomien du genre *Onchocotyle* Dies. *Rev. Biol. Nord. Fr.*, **3** (2) : 41-43.

SONSINO, P., 1890. — Di un nuovo trematode raccolto dal *Pagrus orphus*. (Cenno preliminare) *Atti. Soc. tosc. Sci. nat., Processi verb.*, **7** : 172.

SPREHN, C., 1933. — Trematoda. *In* : G. GRIMPE and E. WANER, Die Tierwelt der Nord und Ostsee, Lief. 24, Teil 4, c. 1 : 1-60.

SPROSTON, N. G., 1946. — A synopsis of the monogenetic trematodes. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **25** (4) : 185-600.

STILES, C. W., and A. HASSALL, 1908. — Trematoda and trematode diseases. Index catalogue of medical and veterinary zoology. U.S. Public Health & Marine Hosp. Serv., Hygienic Lab., Bull. (37).

STOSSICH, M., 1885. — Brani di elmintologia tergestina. Serie secunda. *Boll. Soc. adriat. Sci. nat.*, **9** : 156-164.

STOSSICH, M., 1890. — Elminti veniti raccolti dal Dott. Alessandro Conte de Ninni. *Boll. Soc. adriat. Sci. nat.*, **12** : 49-56.

TASCHENBERG, E. O., 1879. — Weitere Beiträge zur Kenntniss ectoparasitischer mariner Trematoden. *Festschr. Feier 100 jahr. Besteh. Naturf. Ges. Halle*, a. S. : 25-76.

TEINDERO, J., and V. VALDEZ, 1955. — Helmintologia ictiologica. II. Sobre os helmintes de alguns peixes da costa portuguesa. *Bolm. cult. Guiné port.*, **10** (37) : 81-217.

— 1955. — Helmintologia ictiologica. III. Helmintes de alguns peixes de la costa Oeste-Africana. *Bolm. cult. Guiné port.*, **10** (37) : 129-163.

THAER, A., 1850. — Ueber *Polystomum appendiculatum* (*Onchocotyle appendiculata* Diesing). *Arch. Anat. Physiol. u. Wiss. Med.* : 602-632.

— 1851. — De polystomo appendiculato. Dissertatio inauguralis... Universitate Fridcrica Guilelma... die II. M. Aprilis A., 1851, Berolini, 32 p.

VAN BENEDEN, E., 1853. — Espèce nouvelle du genre *Onchocotyle*, vivant sur les branchies de *Scimnus glacialis*. *Bull. Acad. r. Sci. Belg.*, **20**, Pt. 3 (9) : 59-68.

— 1858. — Mémoire sur les vers intestinaux. [Mémoire qui a obtenu de l'Institut de France (Acad. Sci.) le grand prix des sciences physiques pour l'année 1853]. *Extrait Suppl. C. r. Séanc. hebd. Acad. Sci., Paris*, **2**, 376 p.

— 1871. — Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux. *Mém. Acad. r. Sci. Belg.*, **38** (4. mém.) : 1-100.

Van Beneden, E., and C. E. Hesse, 1863. — Recherches sur les bdellodes (hirudinées) et les trématodes marins. (Read 8 nov. 1862). *Mém. Acad. r. Sci. Belg.*, **34** (1. mém.) : 1-142.

Ward, H. B., 1918. — Parasitic flatworms. *In* : H. B. Ward and G. C. Whipple, Fresh water biology, 1 éd., New York : 365-453.

Yamaguti, S., 1938. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 24. Trematodes of fishes. V. *Jap. J. Zool.*, **8** (1) : 15-74.

Yamaguti, S., 1958. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 53. Trematodes of fishes. XII. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **7** (1) : 53-88.

— 1963. — Systema helminthum. Vol. IV. Monogenea and Aspidocotylea. Interscience Div., John Wiley & Sons, Inc., New York, 699 p.

— 1968. — Monogenetic trematodes of Hawaiian fishes. Univ. of Hawaii Press, Honolulu, 200 p.

Manuscrit déposé le 12 janvier 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 206, janv.-févr. 1974, Zoologie 136 : 113-141.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

